

УДК 577.175.1+661.691

ГОРМОНАЛЬНОЕ РЕГУЛИРОВАНИЕ НАКОПЛЕНИЯ СЕЛЕНА РАСТЕНИЯМИ



Голубкина Н.А.¹ – доктор с.-х. наук, гл. научный сотрудник лабораторно-аналитического и испытательного центра
Добруцкая Е.Г.¹ – доктор с.-х. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологических методов селекции
Новоселов Ю.М.² – студент кафедры луговодства и земледелия

¹Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур» (ФГБНУ ВНИИССОК) 143080, Россия, Московская обл., Одинцовский р-н, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, д.14
 E-mail: segolubkina@rambler.ru

²РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49
 E-mail: novoselov.agronom@mail.ru

Гормональное регулирование представляет собой уникальный механизм, определяющий рост и развитие живого организма. В обзоре рассмотрены факты взаимосвязи гормонального статуса растений не аккумуляторов и гипераккумуляторов селена с уровнями накопления микроэлемента, явление стимулирования накопления и перераспределения селена под действием фитогормонов, видовые и сортовые особенности воздействия фитогормонов, а также влияние пола растения на уровни накопления микроэлемента. Приводятся данные гормонального регулирования уровня селена для шпината, чеснока, капусты китайской, многолетних луков и валерианы.

Ключевые слова: селен, фитогормоны, шпинат, валериана, многолетние луки, капуста китайская.

Селен (Se) является эссенциальным микроэлементом для многих организмов: млекопитающих, рыб, некоторых видов водорослей. Растения служат важнейшими пищевыми источниками Se для человека, определяя во многом уровень антиоксидантной защиты, устойчивость организма к онкологическим, кардиологическим и вирусным заболеваниям, оптимизируя иммунитет и репродуктивную функцию [2]. Являясь аналогом серы, Se легко аккумулируется растениями из почвы, используя пути усвоения серы и образуя соответствующие Se-содержащие аналоги: Se-содержащие аминокислоты, белки, сахара [15].

Неравномерность распределения Se по земной поверхности определяет широкое распространение в мире районов селенозов и селенодефицита. И хотя до настоящего времени эссенциальность Se для растений не установлена, не вызывает сомнения, что растения можно использовать как источник микроэлемента для человека в районах селенодефицита путем осуществления биофортификации, а также в целях фиторемедиации почвы в районах селенозов. Эти пути использования требуют понимания механизмов, контролирующих как устойчивость растений к высоким концентрациям Se, так и способность к высокому уровню

аккумулирования микроэлемента без подавления роста. Большинство сельскохозяйственных растений крайне чувствительны к высоким концентрациям Se, и только растения гипераккумуляторы способны накапливать до 1% Se в расчете на сухую массу без заметного подавления роста. В то же время следует отметить, что при определенных концентрациях Se может стимулировать рост и развитие растений не аккумуляторов, повышать содержание природных антиоксидантов [15].

Система гормонального регулирования биологических процессов в живых организмах является уникальным механизмом, определяющим жизнеспособность и устойчивость организма к неблагоприятным факторам окружающей среды. Селеновый статус организма также подвержен гормональному регулированию, причем механизмы такого регулирования достаточно подробно описаны для млекопитающих [10] и весьма фрагментарно у растений. Причиной этого, по-видимому, является отсутствие доказательств эссенциальности микроэлемента для большинства сельскохозяйственных растений (в отличие от млекопитающих), трудности определения низких уровней Se, характерных для растений не аккумуляторов, а также содержания фитогормо-

нов, и сложным взаимосвязям между фитогормонами.

Значительная часть фитогормонов способна стимулировать рост растений путем улучшения минерального питания. Однако, примеры стимулирования накопления Se растениями под действием стимуляторов роста ранее не рассматривались с позиций гормонального регулирования.

Прорастание семян – это пример косвенного влияния фитогормонов на уровень подвижных форм Se в растениях. Увеличение активности гидролитических ферментов под действием индолилуксусной кислоты в процессе прорастания семян приводит к резкому возрастанию содержания водорастворимых форм микроэлемента, содержание которых прямо пропорционально величине всхожести семян [2]. Последний факт имеет особое значение, поскольку именно водорастворимые производные Se проявляют наибольшую биологическую активность. Так, на капусте китайской установлены высокие отрицательные коэффициенты корреляции между содержанием в листьях водорастворимых (наиболее биологически активных) форм Se и индексом поражаемости растений сосудистым ($r=-0,71$), слизистым ($r=-0,68$) бактериозом и килой ($r=-0,54$) ($P<0,01$; [3]).

Увеличение Se-аккумулирующей способности растений под действием фитогормонов-стимуляторов роста продемонстрировано на эпибрасинолидах (препарат Эпин Экстра), гетероауксине, гиббереллине, индолилуксусной кислоте. Представленные ниже результаты позволяют выделить несколько закономерностей.

Во-первых, интенсивность действия фитогормонов определяется видовой специфичностью растений. Так, среди 5 исследованных видов многолетних луков шнитт лук отличается наибольшей чувствительностью к воздействию Эпина и наибольшим содержанием Se, батун – наименьшими показателями (рис.1). При этом в интервале концентраций 0-2 мг Эпина/л только слизун и батун проявляли эффект насыщения уровня Se: кривая зависимости «содержание Se – концентрация Эпина» выходила на плато уже при концентрации Эпина 0,5 мг/л.

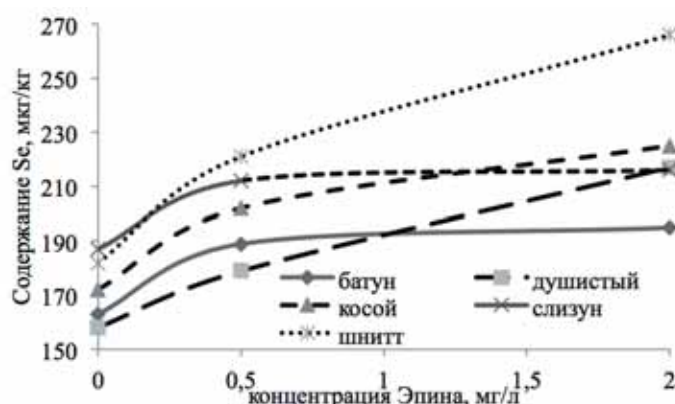


Рис. 1. Влияние эпибрасинолидов на аккумуляцию Se многолетними луками [5].

С другой стороны, не менее значительны могут быть и сортовые различия в чувствительности растений к эпибрасинолидам. Как видно из данных рис.2, при одинаковых условиях вегетации 4 сорта капусты китайской наибольшее возрастание Se-аккумулирующей способности под действием эпибрасинолидов было характерно для сорта *Chrysanthemum heart*, наименьшее – для *Hiroshima Haruna*.

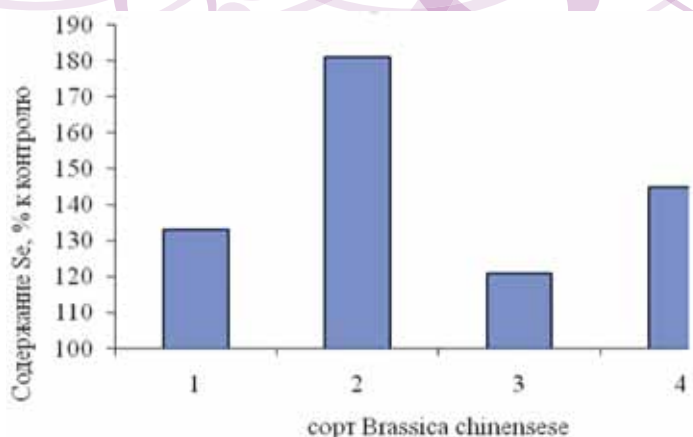


Рис. 2. Действие эпибрасинолидов на аккумуляцию Se различными сортами *Brassica chinenses*: 1) Bansei Mana, 2) *Chrysanthemum heart*, 3) *Hiroshima Haruna*, 4) *Kashin Hakusai* (однократное опрыскивание раствором эпибрасинолида, 2 мл/10 л воды в конце третьей недели вегетации [4]).

Направленность гормонального действия определяется местом локализации фитогормона: так, эпибрасинолиды способствуют аккумуляции Se листьями, гиббереллины, напротив, приводят к преимущественному накоплению Se в луковиче чеснока (рис.3).

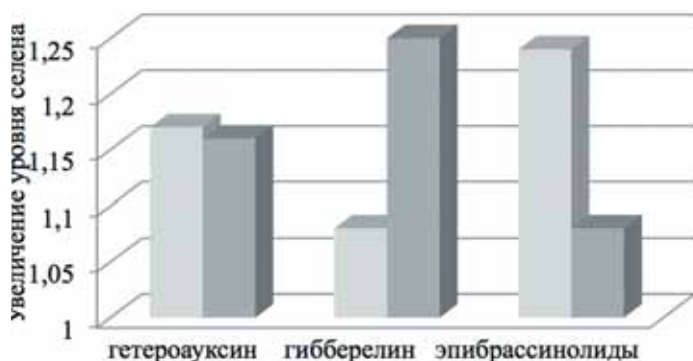


Рис. 3. Влияние фитогормонов на аккумуляцию Se чесноком *Allium sativum* L. (2006-2007 годы), (темные столбики – зубки, светлые столбики – листья): гетероауксин 125 мг/л, эпибрасинолиды 0,025 мл/л, гибберелин 125 мг/л – однократное опрыскивание в вегетационный период [7].

Интенсификация накопления Se корнями валерианы наблюдается при воздействии индолилуксусной кислоты (рис.4). При этом оптимальное стимулирование накопления Se под действи-

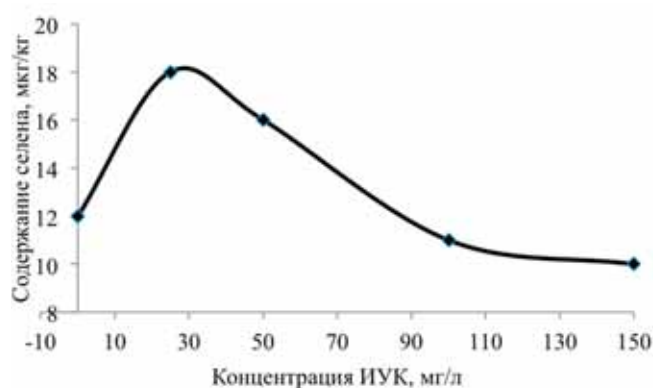


Рис. 4. Влияние индолилуксусной кислоты на аккумуляцию Se корнями валерианы.

ем фитогормонов характерно только при определенной концентрации гормона (рис.4).

Наравне с цитокининами Se стимулирует синтез хлорофилла [14,16]. Показано, что снижение уровня этилена, синтезируемого пшеницей при обработке селенатом натрия, сопровождается увеличением концентрации пролина и активности глутатион пероксидазы, повышая устойчивость растений к кадмиевому стрессу [11].

Известно, что фитогормоны могут не только улучшать усвоение минералов, но также оказывать антиоксидантное действие, что представляется особенно важным в связи с антиоксидантным действием Se. В самом деле, на растениях установлено защитное действие Se в отношении окислительных стрессов: бактериального заражения, засухи, подтопления, засоления, воздействия тяжелых металлов, коротковолнового УФ-излучения, вредных насекомых [15]. Принято считать, что изменения в метаболизме ауксина, цитокинина и этилена в значительной степени влияют на устойчивость растений к стрессовым факторам (например, засолению, высоким концентрациям кадмия и т.п.).

Защитным действием в отношении многих из этих стрессов обладают также брассинолиды, абсцизовая, индолилуксусная кислоты, физикокцин. Можно предположить, что защитное действие этих гормонов опосредовано, по крайней мере, частично возрастанием содержания микроэлемента Se.

Возможен и обратный эффект влияния биофортификации селеном на гормональный статус растений. Наиболее четко такой эффект наблюдается во взаимосвязи Se с гормонами, определяющими сексуализацию растений. В настоящее время фитогормоны рассматриваются как главные факторы в регуляции пола у растений [1]. Феминизация растений обуславливается интенсивным движением цитокининов из корней в наземную часть растений, маскулинизацию связывают с функционированием гиббереллинов, образующихся в листьях. Известно также, что ауксины и этилен усиливают феминизацию растений [8].

В исследованиях на конопле (*Cannabis sativa* L.) было установлено, что обработка растений селенатом натрия снижает уровень гиббереллинов и достоверно увеличивает содержание цитокининов, усиливая женскую сексуализацию [6].

Исследования внекорневого обогащения шпината разными формами Se (селенат, селенит и нано-частицы Se) позволили выявить специфические особенности, связанные с сексуализа-

1. Содержание Se в шпинате (мкг/кг сухой массы)

Вариант	Листья		Корни	
	М	Ж	М	Ж
Контроль	135±11	140±12	41±2	76±5
Селенит	3590±267	2193±165	106±7	67±4
Селенат	5155±427	4573±401	1516±111	696±54
Нано Seo	2789±208	1912±112	765±65	394±28

цией растений (табл.1). Обращает внимание, что женские растения в меньшей степени накапливают Se, чем мужские ($P<0,01$), это согласуется с известными данными о повышении устойчивости растений к высоким концентрациям Se под действием цитокининов-гормонов женской сексуализации [12].

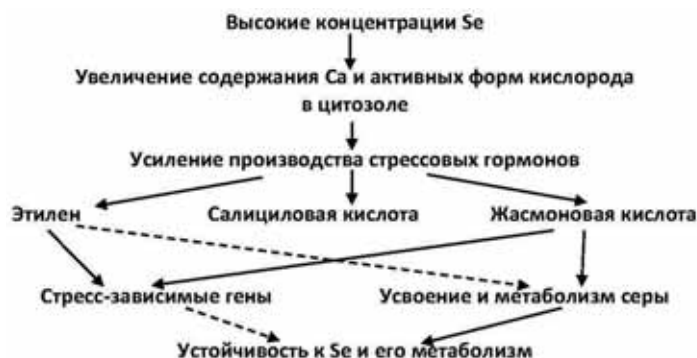
Вышеприведенные примеры гормонального регулирования накопления Se растениями относятся к растениям не аккумуляторам селена, высоко чувствительным к высоким концентрациям микроэлемента.

Se токсичен при высоких концентрациях для большинства растений из-за неспецифического замещения селеном серы (S) и окислительного стресса [19]: проявляя антиоксидантные свойства при низких концентрациях, Se вызывает окислительный стресс при высоких концентрациях. Установлено, что в растениях гипераккумуляторах Se (например, *A. thaliana*, *S. pinnata*) гормональное регулирование обеспечивает защиту от токсического действия Se. Так, показано, что в *A. thaliana* гены, участвующие в синтезе этилена и жасмоновой кислоты, активируются селеном [19]. В соответствии с биологической ролью этих гормонов мутанты арабидопсиса с дефектными генами, участвующими в синтезе этилена и жасмоновой кислоты, проявляли меньшую устойчивость к воздействию селената натрия, в отличие от формы арабидопсиса с повышенной экспрессией белка, участвующего в синтезе этилена [19]. Известно, что жасмоновая кислота, салициловая кислота и этилен содержатся в значительно более высоких концентрациях в гипераккумуляторе *S. pinnata* по сравнению с не аккумулятором *S. albescens* [9]. Эти результаты позволяют утвер-

2. Влияние селена на гормональный статус растений

Эффект	Снижает содержание	Повышает содержание	Литература
Женская сексуализация	гиббереллинов	цитокининов	[6]
Устойчивость к высоким концентрациям Se у растений-гипераккумуляторов (высокие концентрации Se)		этилена, жасмоновой кислоты, салициловой кислоты	[17,18]
Увеличение срока хранения плодов растений не аккумуляторов (низкие концентрации Se)	этилена		[13]
Индукция синтеза хлорофилла		цитокининов	[14,16]
Антистрессовый у растений не аккумуляторов Se		брассинолидов, абсцизовой кислоты, возможно, физикокцина	[15]
Защита от Cd стресса у пшеницы	этилена	пролина, глутатионпероксидазы	[11]

Рис.5. Защитное действие фитогормонов от высоких концентраций Se



ждать, что устойчивость растений- гипераккумуляторов Se к высоким концентрациям микроэлемента связана с активным синтезом этилена, салициловой и жасминовой кислот [17,18]. Интересно в связи с этим отметить, что при низких концентрациях Se, напротив, снижает производство этилена растениями [13] (табл.2).

Предлагаемая схема защитного действия фитогормонов от высоких концентраций Se представлена выше (рис.5; [17,18]).

Мощная взаимосвязь между гормональным и селеновым статусом растений предоставляет широкие возможности использования выявленных взаимосвязей в целях получения функциональных продуктов питания, обогащенных селеном, повышения качества и сохранности сельскохозяйственной продукции, фиторемедиации почвы.

HORMONAL REGULATION OF SELENIUM ACCUMULATION BY PLANTS

Golubkina N.A.¹, Dobrutskaya E.G.¹, Novoselov Yu.M.²

¹Federal State Budgetary Scientific Research Institution «All-Russian Scientific Research Institute of vegetable breeding and seed production»

143080, Russia, Moscow region, Odintsovo district, p. VNISSOK, Selectionnaya street, 14

²Russian State Agrarian University - Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev
127550, Moscow, Timiryasevskaya street, 49

Abstract

Hormonal regulation is considered to be a unique mechanism controlling growth and development of living organism. The review discusses the correlations between plant hormonal status of non-accumulators and hyper-accumulators of Se with the accumulation levels of this microelement. The phenomenon of stimulation and redistribution of selenium as a result of phytohormone treatment, the peculiarities of phytohormones effect among different species and cultivars, and influence of plant sexualization on selenium accumulation are described in article. Data of hormonal regulation of selenium level for spinach, garlic, perennial onion, Brassica chinensis and Valeriana officinalis are presented in the review.

Keywords: selenium, phytohormones, spinach, Valeriana officinalis, garlic, Brassica chinensis, perennial onion.

Литература

1. Герашенко Г. А., Рожнова Н. А. Участие фитогормонов в регуляции пола у растений // Физиология растений. – 2013. – Т.60 (5). – С.634-648.
2. Голубкина Н.А., Папазян Т.Т. Селен в питании. Растения, животные, человек. – М. Печатный город. – 2006.
3. Голубкина Н.А., Старцев В.И., Беспасляко А.В., Тимичев А.В. Роль некоторых антиоксидантов китайской капусты //Аграрная наука. – 2002. – Т.12. – С. 14-15.
4. Голубкина Н.А., Темичев А.В., Старцев В.И. Влияние стимулятора роста Эпин и селената натрия на содержание микроэлементов в Brassica chinensis L. //Сельхоз. биология. – 2005. – Т.1. – С. 88-91.
5. Дудченко Н.С., Голубкина Н.А., Агафонов А.Ф. Содержание микроэлементов в многолетних луках //Гавриш. 2009. – № 5. – С.18-21.
6. Солдатов С.А., Хрянин В.Н. Влияние селената натрия на фитогормональный статус и проявление пола у двудомных растений конопля //Докл. РАСХН. – 2006. – Т. 2. – С.13-17.
7. Хрыкина Ю.А.; Голубкина Н.А.; Никульшин В.П.; Григорьянц И.К.; Богачев В.Н Аккумуляция селена чесноком Allium sativum L. //Вестник РАСХН. 2007. – №5. – С. 32-33
8. Dellaporta S. L., Calderon-Urrea A. Sex Determination in Flowering Plants // Plant Cell. – 1993. – № 5. – С.1241-1251.
9. Freeman J.L., Zhang L.H., Marcus M.A., Fakra S., Pilon-Smits E.A.H. Spatial imaging, speciation and quantification of selenium in the hyperaccumulator plants Astragalus bisulcatus and Stanleya pinnata //Plant Physiol. – 2006. – Vol. 142. – P.124-134.
10. Golubkina N.A. Selenium biorhythms and hormonal regulation. In Selenium. Sources, functions and health effects. C.Aomori, M.Hokkaido eds. Novo Science Publishers.N.Y. – 2012. – P. 33-75.
11. Khan M.I., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. Selenium and

sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat //J Plant Physiol. – 2014. – Vol.173. – С.9-18.

12. Lehotai N., Pet Z.K-A., Feigl G., Lrdug A., Kumar D., Tari I., Erdei L.Selenite-induced hormonal and signalling mechanisms during root growth of Arabidopsis thaliana L. //J. Exp. Bot. 2012. – Vol. 63(15). – P.5677-5687.

13. Malorgio F., Diaz K.E, Ferrante A., Mensuali-Sodi A., Pezzarossa B.Effects of selenium addition on minimally processed leafy vegetables grown in a floating system //J. Sci. Food Agric. 2009. – Vol. 89 (Iss. 13).-- P. 2243-2251.

14. Nowak B. Beneficial effects of exogenous selenium in cucumber seedlings subjected to salt stress //Biol.Trace Elem. Res. – 2009. – Vol.32. – P.259-269.

15. Pilon-Smits E.A.H. Selenium in plants //in “Progress in Botany”, U.Luttge, W.Beyschlag eds, Springer International Publishing Switzerland. – 2015. – P.93-107.

16. Saffaryazdi A., Lahouti M., Ganjeali A., Bayat H. Impact of Selenium Supplementation on Growth and Selenium Accumulation on Spinach (Spinacia oleracea L.) Plants // Not Sci Biol. – 2012. – Vol. 4(4). – P.95-100.

17. Tamaoki M., Freeman J.L., Marquis L., Pilon-Smits E.A.H. New insights into the roles of ethylene and jasmonic acid in the acquisition of selenium resistance in plants //Plant Signal Behav. 2008a. – Vol. 3(10). – P. 865-867.

18. Tamaoki M., Freeman J.L., Pilon-Smits E.A.H. Cooperative Ethylene and Jasmonic Acid Signaling Regulates Selenite Resistance in Arabidopsis //Plant Physiol. – 2008b. – Vol.146. – P.1219-1230.

19. Van Hoewyk D., Takahashi H., Hess A., Tamaoki M., Pilon-Smits E.A.H. Transcriptome and biochemical analyses give insights into selenium-stress responses and selenium tolerance mechanisms in Arabidopsis //Physiol Plant. – 2008. – Vol. 132. – P.236-253.